

ORGANOGENÈSE DE L'ASCOCARPE DE *MORCHELLA DELICIOSA* Fr. (ASCOMYCÈTES, DISCOMYCÈTES)

A. PARGUEY-LEDUC¹, M.C. JANEX-FAVRE¹, G. BRUXELLES²
et B. DENNETIERE³

¹ Laboratoire de Biologie de la Reproduction des Végétaux,
Université Pierre et Marie Curie, 9 quai Saint-Bernard,
Boîte 32, 75252 Paris cedex 05

² 34, rue du Colonel Fabien, 60160 Montataire

³ Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue Buffon, 75005 Paris

RÉSUMÉ — L'ascocarpe de *Morchella deliciosa* Fr., morphologiquement de type discopodien stipité-mitré, montre une grande complexité structurale : étagement des éléments fertiles successifs dans toute la hauteur de l'ascocarpe et hyménium fractionné en alvéoles par la formation de côtes. La présence d'un primordium précédant l'apparition de l'appareil ascogonial et la simplicité structurale du pied permettent de penser que l'ascocarpe de *M. deliciosa* représente un type primitif au sein des Discomycètes.

MOTS-CLÉS : *Morchella*, organogénèse, ascocarpe

ABSTRACT — The stipitate mitred discopodian ascocarp of *Morchella deliciosa* Fr. is structurally complex : the successive fertile elements are superimposed from the base to the top and the hymenium is divided into alveolate parts by ridges. Two developmental features (ascogonial apparatus differentiation within a preformed primordium, simple structure of the stipe) indicate it should be a primitive case within Discomycetes.

KEY WORDS : *Morchella*, ontogeny, ascocarp.

Morchella deliciosa Fr. est une Morille cosmopolite, présente partout en France et recherchée pour ses qualités organoleptiques. La dénomination *M. deliciosa* Fr. a été retenue par divers auteurs (notamment Fries, 1846-1849 ; Boudier, 1907 ; Grelet, 1932-1959 ; Jacquetant, 1984), mais d'autres considèrent qu'il s'agit d'une des nombreuses variétés de *M. conica* Pers.

Après avoir présenté des observations ultrastructurales sur l'hyménium de cette espèce (Janex-Favre *et al.*, 1993), nous poursuivons son étude en décrivant l'organogénèse de l'ascocarpe.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a été effectuée uniquement à partir d'échantillons récoltés au cours des hivers 1989, 1990 et 1991 dans le sud de la Picardie (département de l'Oise, France). Dans cette région de faible altitude (50-60 m) les ascocarpes de *M. deliciosa* apparaissent sur les côteaux calcaires, de préférence là où il y a un bon ensoleillement et par conséquent une certaine chaleur (moyenne annuelle de 10,2° C sur 10 ans). Il semble que, dans la région, ce soit l'espèce la plus précoce : elle peut apparaître dès le début de janvier, et demeurer présente jusqu'à la fin d'avril, exceptionnellement à la mi-mai, avec un optimum de poussée de mi-février à mi-mars. Les ascocarpes de *M. deliciosa* poussent soit isolément, soit en groupes (de plusieurs dizaines d'exemplaires parfois). On les retrouve généralement dans les mêmes stations pendant plusieurs années consécutives, voire même des dizaines d'années.

Pour suivre l'organogénèse des ascocarpes les prélèvements ont été échelonnés, pour une même poussée, sur une période de trois semaines, temps nécessaire à la maturation complète de l'ascocarpe. Les plus petites ébauches visibles à l'oeil nu mesuraient à peine 1 mm ; d'autres, encore plus petites, ont été découvertes à leur voisinage à la faveur des observations morphologiques à la loupe binoculaire.

L'étude structurale a été effectuée à l'aide de coupes sériées, après fixation des échantillons (ascocarpes entiers pour les jeunes stades, fragments de « chapeau » pour les stades adultes) par le liquide de Westbrook et inclusion dans la paraffine. Les coupes de 5 µm d'épaisseur ont été colorées par l'hématoxyline ferrique et l'éosine.

Les observations morphologiques et structurales ont permis de distinguer les stades successifs du développement : jeunes stades globuleux, stades ovoïdes, stades cylindriques, et enfin stades à chapeau bien caractérisé.

RÉSULTATS

1. Jeunes stades globuleux

Les plus petits échantillons d'ascocarpes récoltés, groupés à la base d'échantillons plus âgés, sont de minuscules boules blanches, voire translucides, à surface légèrement mamelonnée, mesurant à peine 200 µm de diamètre (Fig. 1A).

En coupe les plus jeunes stades (= primordiums) apparaissent constitués d'une simple masse paraplectenchymateuse globuleuse, formée de cellules relativement grandes, à parois minces (Fig. 2). Cette masse est logée dans une cupule formée de cellules à parois plus épaisses et pigmentées. Le primordium grossit progressivement et se transforme en une ébauche globuleuse, de structure plus complexe (Fig. 3). D'un diamètre de 270 µm environ, elle est formée d'une enveloppe périphérique paraplectenchymateuse et d'un carpocentre, portés par la cupule. Le carpocentre proprement dit est constitué de filaments ascogoniaux, à grosses cellules chromophiles plurinucléées et de cellules stériles plus petites, désorganisées.

2. Stades ovoïdes

Par la suite, au cours de sa rapide croissance, l'ébauche devient ovoïde (Fig. 4). Son enveloppe s'épaissit au sommet et produit des filaments dressés bien individualisés, qui hérissent cette partie supérieure. Dans le carpocentre les cellules basales des filaments ascogoniaux perdent progressivement leur contenu, puis à la partie supérieure se différencie une zone de croissance active, sous forme d'une masse conique de cellules très chromophiles (Fig. 5).

Le stade suivant (Fig. 6) est caractérisé par l'apparition au sein du carpocentre des éléments fertiles du sporophyte (= première phase sporophytique). Celui-ci remplace les cellules distales de certains filaments ascogoniaux, dont les cellules basales alignées perdent leur contenu. Il est formé par une masse chromophile d'où s'échappent, essentiellement vers le haut, des boyaux (prosporophytiques) étroits et contournés, plurinucléés (Fig. 6). Les autres filaments ascogoniaux, qui n'ont pas encore évolué, conservent l'aspect observé précédemment. Nous n'avons pu observer le mode de fécondation décrit par Greis (1940) et confirmé par Sharma (1989) chez d'autres espèces, à savoir somatogamie chez *M. esculenta* et autogamie chez *M. elata*. Autour du prosporophyte les cellules carpocentrales stériles se sont multipliées. La zone de croissance produit dans sa partie supérieure une masse paraplectenchymateuse conique puis, son fonctionnement étant très actif, cette masse devient rapidement cylindrique, conférant à l'ébauche la forme d'une colonne (Fig. 1B).

3. Stades cylindriques

Ces stades sont repérables sur le terrain puisque leur hauteur atteint environ 2 mm. La colonne est entièrement blanche et lisse; une constriction délimite à son sommet le futur chapeau (Fig. 1C), la partie inférieure constituant le pied.

En coupe (Fig. 7), il apparaît que la colonne est constituée à la base par les restes de l'ébauche et au-dessus par la masse paraplectenchymateuse qu'elle a produite à son sommet. Une disposition régulière des cellules s'observe en périphérie sous forme de courtes files perpendiculaires à l'axe de la colonne. La constriction délimitant le futur chapeau est visible (flèche). Dans l'axe de la colonne, les boyaux prosporophytiques s'allongent synchroniquement; ils sont très chromophiles et sinueux, ce qui les fait apparaître en coupe sous forme de fragments courts et discontinus. A la base les restes de cellules ascogoniales sont toujours repérables.

Au stade suivant (Fig. 8), le jeune chapeau se couvre d'une palissade de courts filaments chromophiles qui représentent les premières paraphyses issues d'un réseau paraphysogène sous-jacent. A ce stade on observe, dans l'axe du jeune ascocarpe, une remarquable superposition des éléments fertiles successifs: 1. restes de filaments ascogoniaux à la base; 2. boyaux prosporophytiques sur toute la longueur de l'axe du pied, et 3. dans l'ébauche du chapeau, groupement des éléments sporophytiques en un nodule.

Le stade suivant (Fig. 9) est caractérisé par un début d'allongement du chapeau; en même temps la palissade de paraphyses et le réseau paraphysogène deviennent plus denses tandis que les éléments sporophytiques se dispersent vers la périphérie du chapeau.

4. Stades à chapeau bien caractérisé

Bien que morphologiquement le jeune ascocarpe demeure globalement cylindrique, le chapeau devient bien caractérisé à la suite de l'apparition, à sa surface, de quelques côtes longitudinales légèrement sinueuses, peu saillantes et décurrentes (Fig. 1D), qui deviennent ensuite nombreuses (Fig. 1E). Par la suite se forment d'autres côtes, diversement orientées (Fig. 1F) qui, par anastomoses, dessinent finalement un réseau, conduisant à un système de crêtes et d'alvéoles (Fig. 1G). Désormais le chapeau s'individualise nettement du pied, du fait de la formation d'une constriction marquée à sa base. La structure du chapeau demeure ensuite sensiblement identique malgré la forte croissance (comparer les figures 1G = 1G' à 1J) de l'ensemble de l'ascocarpe, qui se produit en un temps relativement bref. Ainsi, le nombre d'alvéoles demeure sensiblement le même jusqu'au stade adulte, caractérisé par le développement des asques. La forme finale de l'ascocarpe présente une certaine variabilité, le chapeau, bien que toujours conique, ayant une forme plus ou moins allongée (Fig. 1I et 1J).

En coupe (Fig. 10) il apparaît que le tissu paraplectenchymateux du pied se continue dans le chapeau, dont il constitue la partie axiale. Sa texture devient toutefois progressivement plus lâche du pied vers le chapeau. La partie sommitale, toujours paraphysogène, conserve le même aspect qu'au stade précédent. Dans le reste du chapeau le paraplectenchyme axial est entouré par un manchon composé de deux parties concentriques : une partie interne, constituée par le réseau paraphysogène entremêlé d'éléments sporophytiques très chromophiles plurinucléés, à noyaux parfois appariés en dicaryons, et une partie externe formée par une palissade dense de paraphyses.

La formation des côtes sur le chapeau est liée à une évolution particulière du système de paraphyses. Primitivement le réseau paraphysogène produit des paraphyses courtes, pluricellulaires, à extrémité chromophile. Ensuite son activité se limite à certains points (Fig. 11, flèche), où elle est particulièrement intense. Entre ces points, par contre, la production de paraphyses cesse et ce sont ces territoires qui, repoussés vers l'extérieur par l'extension des zones paraphysogènes très actives, forment les côtes saillantes (Fig. 12). A leur niveau, les paraphyses primitives, de moins en moins comprimées, s'écartent les unes des autres et s'épanouissent en une touffe de poils formant l'arête de la côte. Il est à noter que le réseau paraphysogène et les éléments sporophytiques disparaissent à la base de ces paraphyses primitives, de sorte que l'arête des côtes devient stérile. C'est la palissade dense de paraphyses produite entre les côtes qui constitue l'hyménium lorsque s'y ajoutent les asques, formés à partir des éléments sporophytiques, qui continuent à se multiplier dans le réseau paraphysogène actif.

Corrélativement à la formation des alvéoles, la colonne se creuse dans sa partie axiale d'une cavité (fig. 13) qui gagne progressivement le chapeau (Fig. 1G et 1I et Fig. 14). Du fait que le paraplectenchyme périphérique de la colonne demeure toujours assez épais, pied et chapeau ne sont pas séparables.

La figure 14 montre l'organisation définitive du chapeau, bien que sa croissance ne soit pas terminée et que les asques ne soient pas encore formés dans l'hyménium. Celui-ci tapisse les alvéoles : selon le plan de coupe il dessine des festons

ou des cercles ou ellipses de forme variée. L'évolution de l'hyménium et l'étude des asques en microscopie photonique feront l'objet d'un prochain article.

DISCUSSION ET CONCLUSION

A notre connaissance, aucune étude ontogénique et structurale de l'ascocarpe des Morilles (g. *Morchella*) n'a été effectuée jusque là. Seule son évolution morphologique a été suivie et illustrée de clichés photographiques par Ower (1982), puis Volk et Leonard (1990) à partir de cultures de *M. esculenta*. En ce qui concerne l'origine des jeunes ascocarpes, Buscot et Roux (1987) puis Buscot (1989) indiquent que chez *Morchella rotunda* ils « se développent aux dépens de structures mycéliennes souterraines préexistantes (cordons mycéliens connectifs et manchons mycéliens) et associées à des plantes supérieures ». Chez *M. deliciosa* nous n'avons pas retrouvé de telles formations, mais il est possible que la cupule supportant le primordium puis les ébauches soit également en relation avec un mycélium souterrain. Il faut souligner que la présence d'un primordium paraplectenchymateux, dans lequel se différencie secondairement l'appareil ascogonial, est inhabituelle chez les Operculés où c'est classiquement cet appareil qui apparaît le premier. Ce primordium a été observé également en culture par Volk et Leonard (1990).

L'ascocarpe de *M. deliciosa* est morphologiquement du type discopodien stipité mitré (Chadefaud, 1960), c'est à dire pourvu d'un stipe bien développé et d'un chapeau (mitre) coiffant son sommet. A ce même type se rattachent les Helvelles, à chapeau en forme de selle et non alvéolé. Dans ce genre le pied a une structure plus complexe que chez les Morilles, avec une médulle axiale et un cortex nettement palissadique (Corner, 1929).

L'ascocarpe discopodien de *M. deliciosa* peut également être comparé à celui de certains Inoperculés, notamment des Géoglossales, dont l'ascocarpe adulte présente un pied prolongé par une tête fertile convexe (type stipité-clavulé de Chadefaud, 1960). Leurs jeunes ascocarpes, cylindriques comme ceux de *M. deliciosa*, comportent une partie sommitale fertile et une partie basale stérile. Celle-ci, formée d'une médulle et d'un cortex palissadique, s'allonge précocement en un pied chez *Mitrulea pusilla*, comme chez *M. deliciosa* ; par contre son allongement est tardif chez *Microglossum viride* et *Geoglossum difforme* (Corner, 1930).

Un ascocarpe cylindrique coiffé d'un hyménium convexe se retrouve chez quelques Discolichens (*Cladonia*, *Baeomyces*). Chez les *Baeomyces* (Nienburg, 1908 ; Letrouit-Galinou, 1966 ; Letrouit-Galinou & Bellemère, 1989) l'ébauche, au stade cylindrique, rappelle celle de *M. conica* par la présence d'un pied (= futur stipe) et d'une tête bombée fertile recouverte par les filaments du futur hyménium. Toutefois ce pied dérive entièrement de la base de l'enveloppe de l'ébauche plus jeune (stade globuleux) ; il ne contient aucun élément fertile. Par ailleurs, les filaments du futur hyménium sont interprétés comme des proparaphyses (Letrouit-Galinou, 1966 ; Letrouit-Galinou & Bellemère, 1989).

Un dernier type d'ascocarpe discopodien peut être rappelé, le type discopodien cupulé. Il diffère de celui de *M. deliciosa* à la fois par la disposition de

l'hyménium, typiquement concave, et par la nature ontogénique du pied. Selon Bellemère (1967), celui-ci est en effet soit une expansion stromatique (cas des Pseudodiscopodiens), soit un discopode *s.s.*, formé d'éléments secondaires (manchon parathécioïde et son revêtement amphithécioïde, cas des Discopodiens).

Chez *M. deliciosa* le mode de développement du discopode, à partir de la partie supérieure de la jeune ébauche, entraîne une disposition particulière des éléments fertiles, dont les phases successives ont été détaillées par Chadefaud (1944, 1953, 1960) et Parguey-Leduc *et al.* (1994). Ceux-ci sont étagés sur toute la hauteur de l'ascocarpe : 1. restes de l'appareil ascogonial à la base du pied ; 2. boyaux prosperophytiques dans toute sa partie axiale et 3. nodule de boyaux produisant l'ascosporophyte à la partie supérieure. Ainsi, une dissociation spatiale des phases fertiles dans les différentes parties de l'ascocarpe s'ajoute à leur succession chronologique. Des faits analogues se retrouvent d'ailleurs chez des Discopodiens Inoperculés (Brown, 1910 ; Corner, 1929, 1930 ; Bellemère, 1958, 1967). Par contre, lorsque le discopode est réalisé par croissance de la partie inférieure de l'ébauche, sous-jacente à l'appareil ascogonial, celui-ci est entraîné au sommet du stipe (Kimbrough, 1981) et il ne peut y avoir étagement des éléments fertiles successifs.

En ce qui concerne la partie fertile de l'ascocarpe adulte, la structure est beaucoup plus complexe chez *M. deliciosa* que dans les types clavulé et cupulé. Le chapeau de la Morille, formé d'alvéoles juxtaposées, ne correspond pas, comme l'indiquait une interprétation ancienne, à plusieurs apothécies juxtaposées, mais bien à un ascocarpe unique, dérivant d'un unique primordium. L'hyménium discontinu du stade adulte est issu d'une palissade continue de paraphyses qui est ensuite scindée lors de la surrection des côtes. La disposition qui en découle est tout à fait originale par rapport à celle réalisée chez les Discomycètes typiques, où l'hyménium tapisse une cupule unique.

Cette étude ontogénique de *M. deliciosa* a permis d'apporter des connaissances nouvelles dans le groupe des Discomycètes Operculés, à ascocarpes diversifiés. Elle a montré la singularité de l'ascocarpe des Morilles aux plans ontogénique et structural. Certains caractères, tels que la présence d'un pied à structure simple (pas d'éléments secondaires) et d'une formation plectenchymateuse précédant l'apparition de l'appareil ascogonial, indiquent que cet ascocarpe représente un type primitif, ce qui conforte l'interprétation de Chadefaud (1960, 1982).

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. Avnaim et J. Bidoux pour leur collaboration technique compétente et amicale.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLEMÈRE A., 1958 — Quelques observations sur le développement de l'apothécie d'un Discomycète Inoperculé *Cyathicula coronata* (Bull) de Not. — *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 74 : 70-93.
- BELLEMÈRE A., 1967 — Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes Inoperculés. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 83 : 395-931.
- BOUDIER E., 1897 — Révision analytique des Morilles de France. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 13 : 130-150.
- BROWN W.H., 1910 — The development of the ascocarp of *Leotia*. *Bot. Gaz.* 50 : 443.
- BUSCOT F. and ROUX J., 1987 — Association between living roots and ascocarps of *Morchella rotunda*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 89 : 249-252.
- BUSCOT F., 1989 — Field observations on growth and development of *Morchella rotunda* and *Mitrophora semilibera* in relation to forest soil temperature. *Canad. J. Bot.* 67 : 589-593.
- CHADEFAUD M., 1944 — *Biologie des Champignons*. Gallimard, Paris, France, 267 p.
- CHADEFAUD M., 1953 — Le cycle et les sporophytes des Ascomycètes. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 69 : 199-219.
- CHADEFAUD M., 1960 — Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In : M. CHADEFAUD et L. EMBERGER. *Traité de Botanique Systématique*. Tome I, Masson, Paris, France, XV + 1018 p., 713 fig.
- CHADEFAUD M., 1982 — Les principaux types d'ascocarpes : leur organisation et leur évolution. II. Les discocarpes. *Cryptog. Mycol.* 3 : 103-144.
- CORNER E.J.H., 1929 — Studies in the morphology of Discomycetes. II. Structure and development of the ascocarp. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 14 : 275-291.
- CORNER E.J.H., 1930 — Studies in the morphology of Discomycetes. III. The Clavuleae. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 15 : 107-120.
- FRIES E., 1846-1849 — *Summa Veget. Scandinaviae*, Uppsala, Suède, 572 p.
- GREIS H., 1940 — Befruchtungsarten bei *Morchella*. *Jahr. Wiss. Bot.* 89 : 245-253.
- GRELET C.J., 1932-1959 — Les Discomycètes de France, d'après la classification de BOUDIER. Réédition 1979. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest*, Nlle série, 709 p.
- JACQUETANT E., 1984 — *Les Morilles*. Bibliothèque des Arts, Paris : 114 p.
- JANEX-FAVRE M.C., PARGUEY-LEDUC A. et BRUXELLES G., 1993 — Étude ultra-structurale de l'hyménium de *Morchella deliciosa* Fr. (Ascomycètes, Discomycètes). *Cryptog. Mycol.* 14 : 21-37.
- KIMBROUGH J.W., 1981 — The Discomycete Centrum. In : Don R. Reynolds ed. *Ascomycete Systematics*, Springer Verlag, New-York, Heidelberg, Berlin.
- LETROUIT-GALINOU M.A., 1966 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des apothécies de quelques Discolichens. *Rev. Bryol. et Lichénol.* 34 : 413-588.
- LETROUIT-GALINOU M.A. and BELLEMÈRE A., 1989 — Ascomatal development in lichens : a review. *Cryptog. Bryol. Lichénol.* 10 : 189-233.
- NIENBURG W., 1908 — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. *Flora* 98 : 1-40.
- OWEN R., 1982 — Notes on the development of the Morel ascocarp : *Morchella esculenta*. *Mycologia* 74 : 142-144.
- PARGUEY-LEDUC A., JANEX-FAVRE M.C., LETROUIT-GALINOU M.A. and BELLEMÈRE A., 1994 — M. CHADEFAUD and Ascomycete Systematics. In : *Ascomycete Systematics : Problems and Perspectives in the Nineties*, D.L. HAWKSWORTH ed., Plenum Press, New-York, 37-41.
- SHARMA O.P., 1989 — *Textbook of Fungi*. Tata Mc. Graw Hill Ed., New Delhi, Inde, 365 p.
- VOLK T.J. and LEONARD T.J., 1990 — Cytology of the life-cycle of *Morchella*. *Mycol. Res.* 94 : 399-406.

LÉGENDES DES FIGURES

Les figures, à l'exception de la figure 1, représentent des coupes longitudinales axiales d'ascocarpes.

All figures, figure 1 excepted, represent axial longitudinal sections of ascocarps.

a : appareil ascogonial (ascogonial apparatus) ; *ch* : chapeau (cap) ; *co* : colonne (column) ; *cn* : cellules stériles du carpocentre (sterile carpocentral cells) ; *cu* : cupule (cupule) ; *e* : enveloppe carpocentrale (carpocentral envelope) ; *h* : hyménium (hymenium) ; *p1* : paraphyses primitives (primitive paraphyses) ; *p2* : paraphyses de l'hyménium (hymenial paraphyses) ; *pd* : pied (stipe) ; *sp1,2,3,4* : éléments successifs de l'appareil sporophytique (successive sporophytic elements) ; *z* : zone de croissance (growth zone).

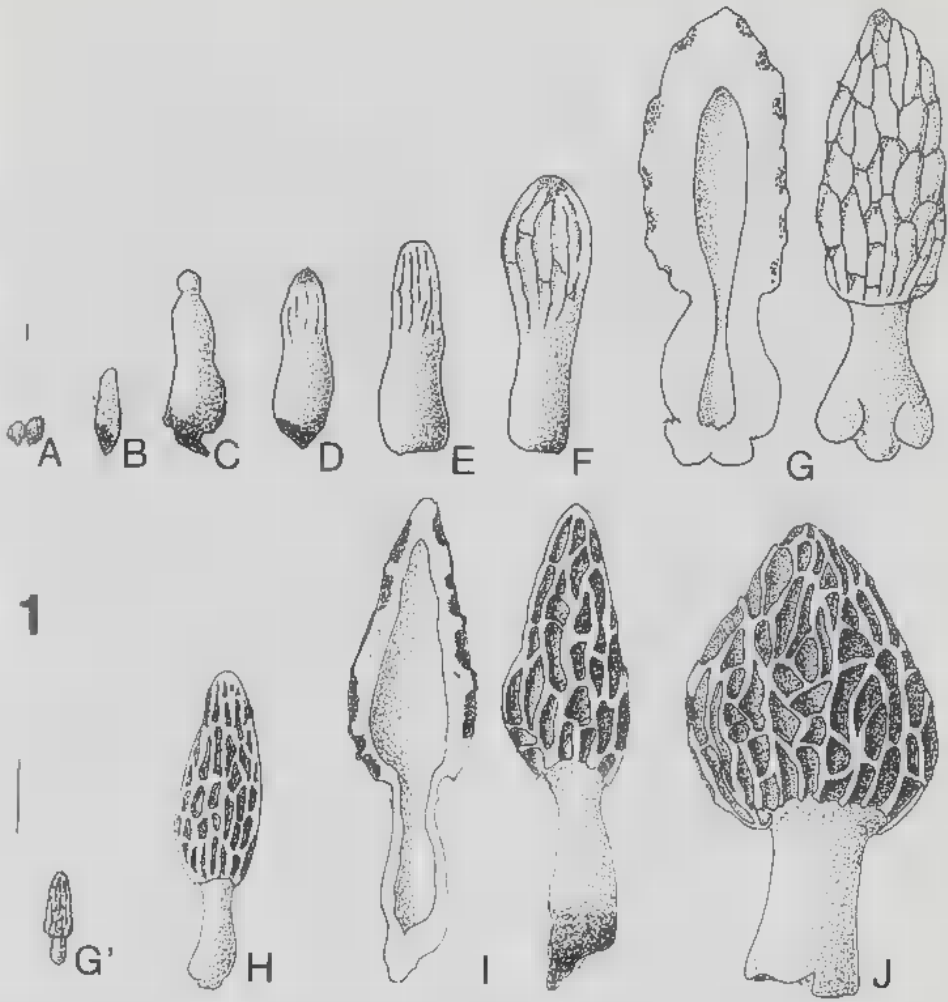


Fig. 1 — évolution morphologique des ascocarpes, représentés *in toto* (fig. A à J) et en coupe (fig. G et I). Noter que les figures G et G' représentent le même ascocarp à des échelles différentes. Échelle : 1 cm.

Fig. 1 — morphological development of the ascocarp, either *in toto* (fig. A to J), or sectioned (fig. G and I). Note that fig. G and G' show the same ascocarp, at different scales. Scale : 1 cm.

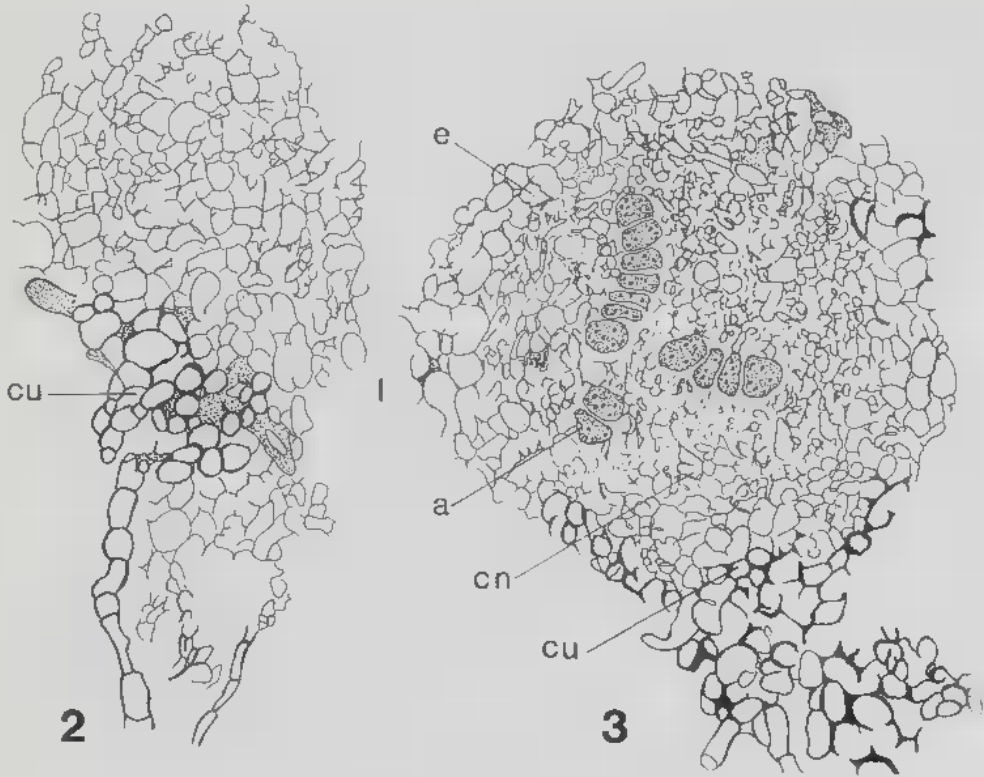


Fig. 2 — primordium porté par une cupule. Échelle : 10 μ m.

Fig. 2 — primordium supported by a cupule. Scale : 10 μ m.

Fig. 3 — jeune ébauche globuleuse, avec carpocentre différencié : apparition de l'appareil ascogonial. Échelle : 10 μ m.

Fig. 3 — young globular « ébauche », with ascogonial elements in the carpocenter. Scale : 10 μ m.

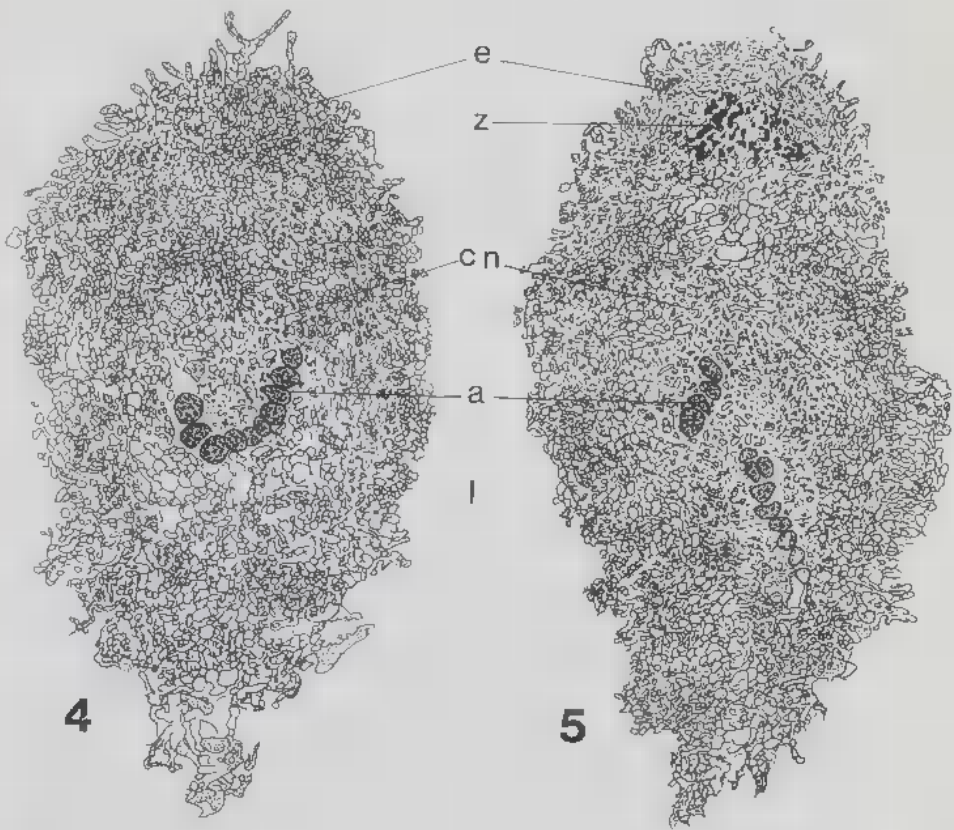


Fig. 4 et 5 — ébauches ovoïdes : début d'activité de la zone de croissance sommitale. Échelle : 20 μ m.

Fig. 4 and 5 — ovoid « ébauches » : formation of active apical growth zone. Scale : 20 μ m.

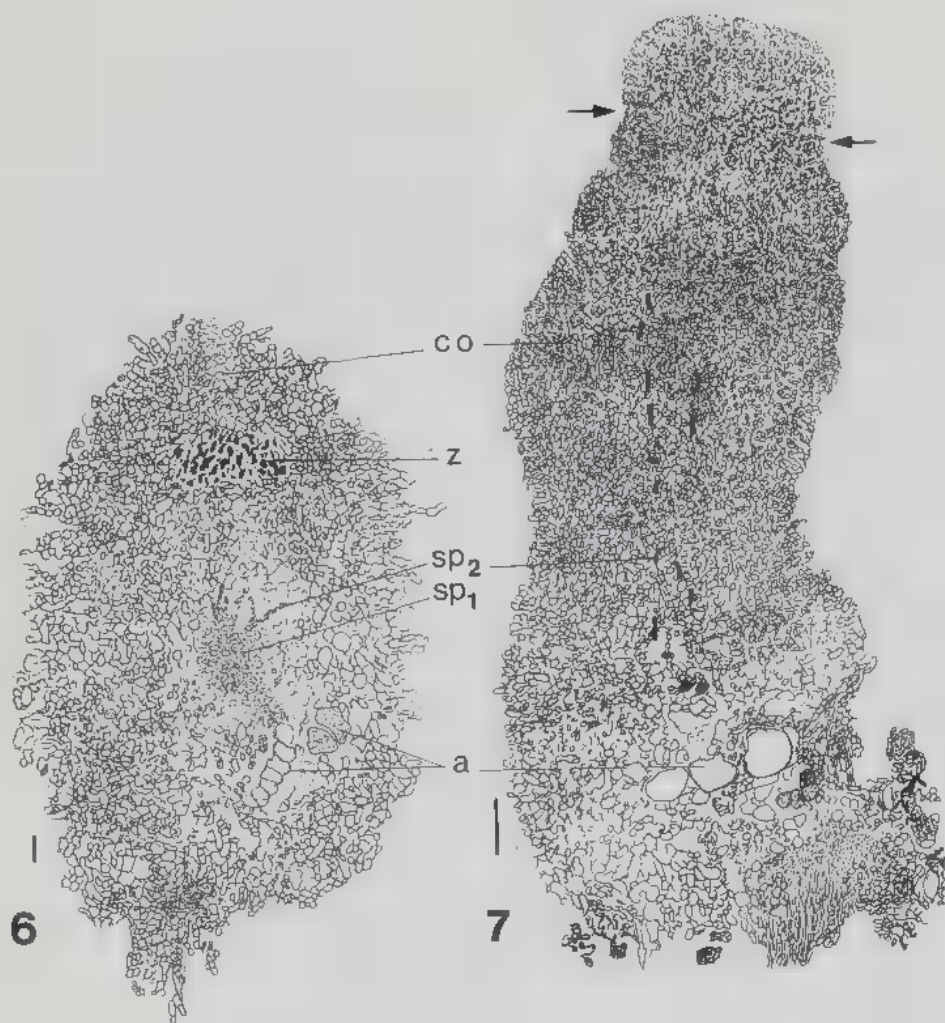


Fig. 6 — ébauche ovoïde : l'appareil ascogonial a produit le prosperophyte et la zone de croissance commence à différencier la colonne. Échelle : 25 μ m.

Fig. 6 — ovoid « ébauche » : ascogonial apparatus produces the prosperophyte, the growth zone initiates a column upwards. Scale : 25 μ m.

Fig. 7 — jeune stade cylindrique. La colonne s'est fortement développée. Les flèches indiquent la constriction qui commence à séparer le pied du futur chapeau. Échelle : 100 μ m.

Fig. 7 — young cylindrical stage with developed column. Arrows indicate the furrow separating the incipient cap from the stipe. Scale : 100 μ m.

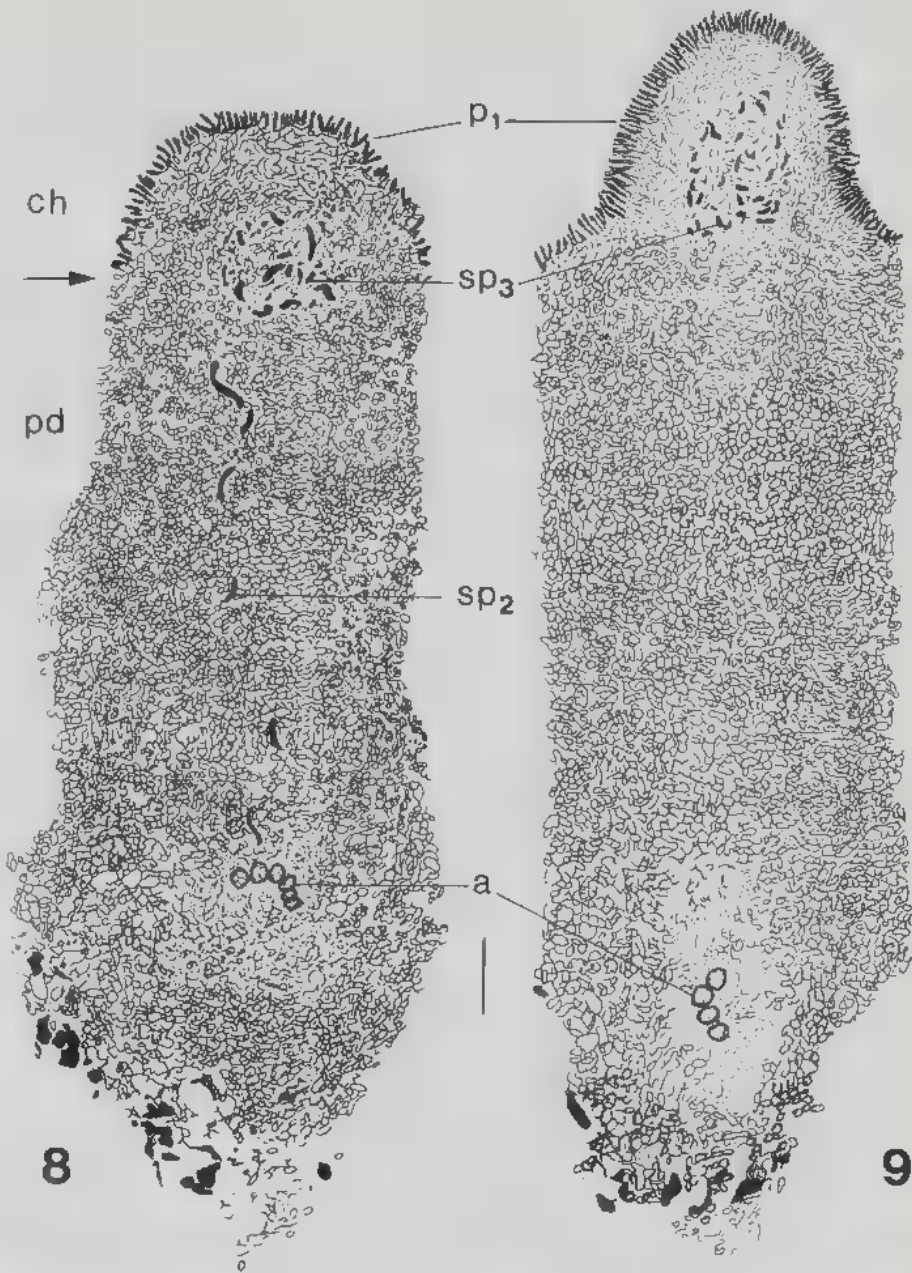


Fig. 8 — stade cylindrique. Le jeune chapeau se couvre de paraphyses. Noter la superposition des éléments fertiles successifs. Échelle : 100 µm.

Fig.8 — cylindrical stage. The young cap is covered with paraphyses. Note the superimposed successive fertile elements. Scale : 100 µm.

Fig. 9 — stade cylindrique. Le chapeau s'allonge et les éléments sporophytiques supérieurs commencent à se disperser vers la périphérie du chapeau. Échelle : 100 µm.

Fig. 9 — cylindrical stage. The cap grows in height. Upper sporophytic elements disperse towards the periphery of the cap. Scale : 100 µm.

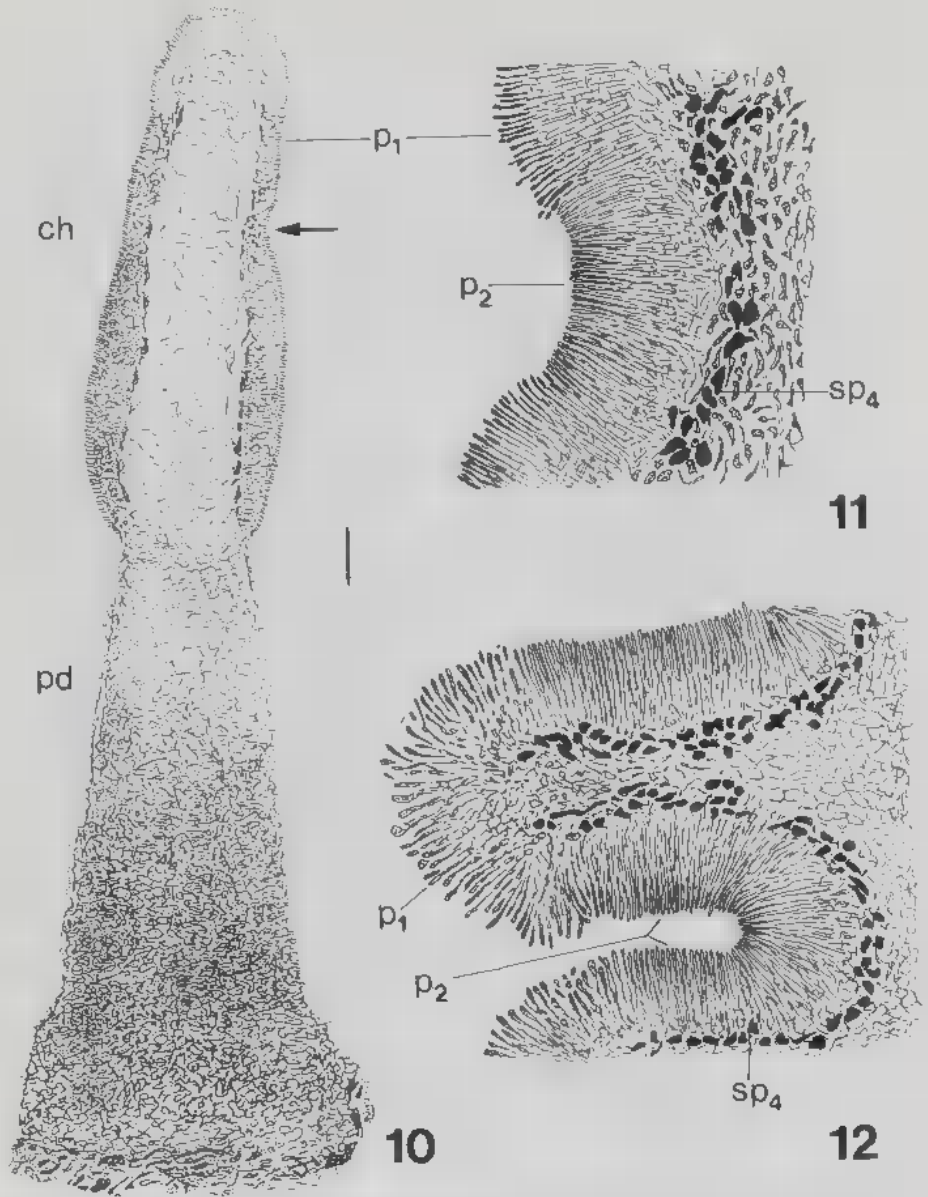


Fig. 10 — jeune ascocarpe à chapeau bien caractérisé. Le chapeau est entouré par un manchon de paraphyses. La flèche indique le début de formation d'une alvéole. Échelle : 250 μ m.

Fig. 10 — young ascocarp with distinct cap, surrounded by a muff of paraphyses. The arrow points to a future pit. Scale : 250 μ m.

Fig. 11 et 12 — évolution de la palissade de paraphyses conduisant à la formation de côtes et d'alvéoles. Échelle : 25 μ m (fig. 11), 50 μ m (fig. 12).

Fig. 11 and 12 — formation of ridges and pits from the palisade of paraphyses. Scale : 25 μ m (fig. 11), 50 μ m (fig. 12).

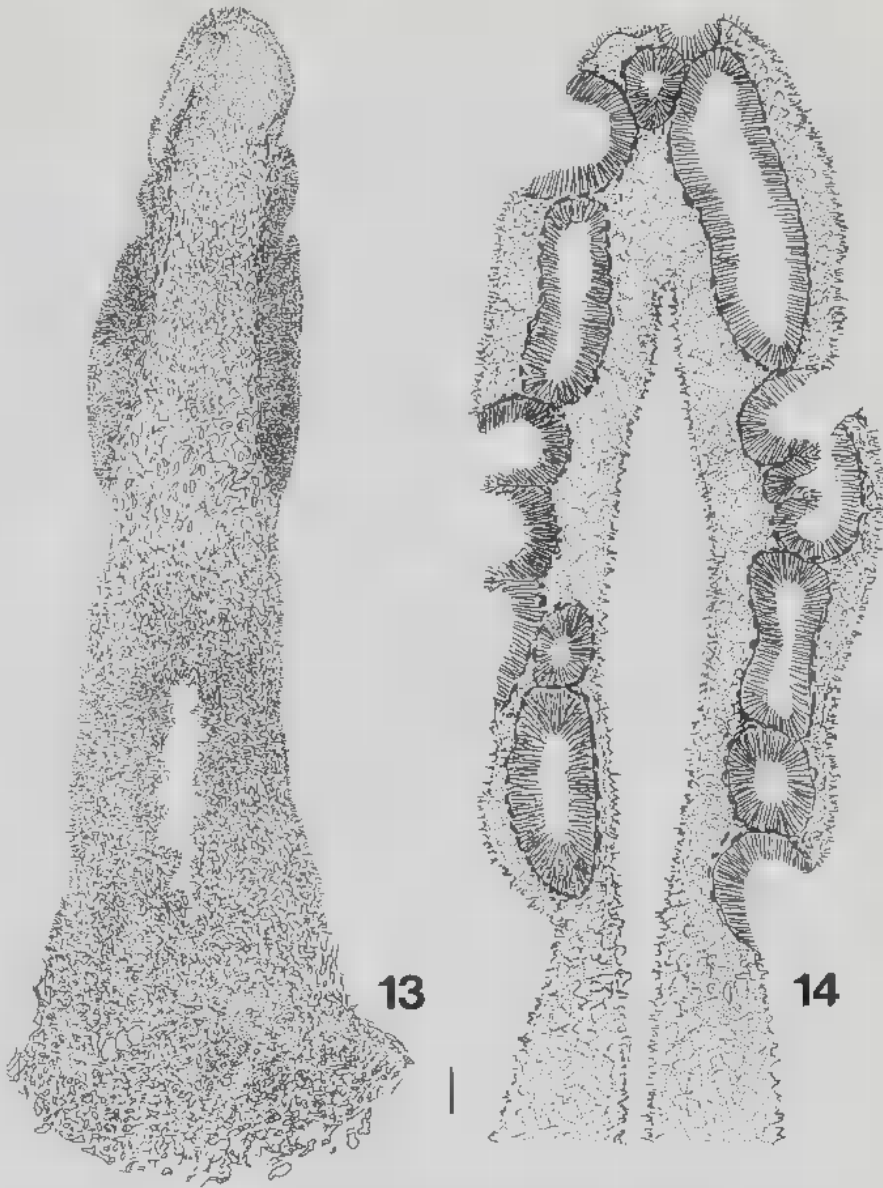


Fig. 13 — ascocarpe à chapeau bien caractérisé. Les alvéoles deviennent plus nombreuses et le pied se creuse axialement. Échelle : 250 μ m.

Fig. 13 — ascocarp with distinct cap. Numerous pits, stipe hollowed along the axis. Scale : 250 μ m.

Fig. 14 — ascocarpe à chapeau bien caractérisé. Disposition finale de l'hyménium ; la cavité axiale du pied a gagné le chapeau. Échelle : 250 μ m.

Fig. 14 — adult ascocarp : disposition of the hymenium, cavity hollowed along the axis of the whole ascocarp. Scale : 250 μ m.